El registro fósil de los ojos de los trilobites

Ya hemos indicado que las lentes están construidas con calcita en los ojos de los trilobites, como el resto de la cutícula, por lo que su potencial de conservación es elevado, especialmente en rocas calcáreas. No es raro que se conserve la estructura interna de las lentes aunque, en muchos casos, la alteración química tras la muerte del trilobites (diagénesis) haya destruido o modificado la estructura original. Sin embargo, sólo se conservan las lentes y las regiones adyacentes de la cutícula, mientras que todos los fotorreceptores y otras estructuras que podían encontrarse

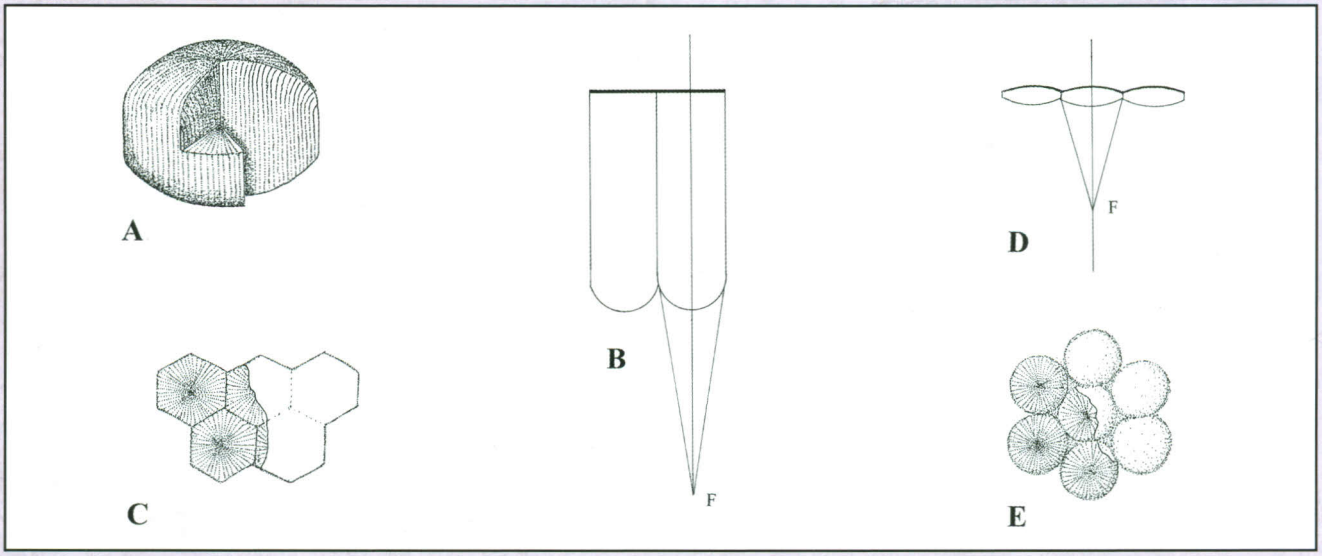


Figura 7. Ojos holocroales.

(A) *Paladin eichwaldi shunnerensis* (ver figura 5A) del Carbonífero Medio de Yorkshire, Inglaterra. Reconstrucción de una lente cortada para mostrar las lamelas radiales y la trabécula vertical, desplegándose en abanico hacia arriba. (B, C) *Asaphus raniceps* del Ordovícico Inferior de Suecia. Sección vertical a través de "lentes" adyacentes (cilindros alargados, en realidad) mostrando una fina córnea –en negro–, terminaciones hemisféricas inferiores y el punto focal. (C) Vista superficial, con la córnea eliminada en la parte izquierda del dibujo para mostrar las lamelas radiales. (D, E) *Sphaerophthamus alatus* del Cámbrico Superior de Skåne, Suecia (ver figuras 5G, 5H). (D) Sección a través de lentes delgadas biconvexas y punto focal. (E) Vista superficial de las lentes, con la córnea eliminada en la parte izquierda del dibujo para mostrar las lamelas radiales.

por debajo se han deshecho sin dejar rastro. Es casi seguro, sin embargo, que al menos en el tipo primordial los ojos holocroales tuvieran omatidios, como ocurre en los ojos compuestos modernos. A pesar de las pérdidas durante la conservación, se conoce una notable cantidad de información sobre la visión de los trilobites, que es lo que exploraremos a continuación. Se conocen tres tipos de ojos de trilobites: holocroales, esquizocroales y abatocroales (Clarkson, 1975, 1979 y 1997; Levi–Setti *et al.*, 1998).

Ojos holocroales

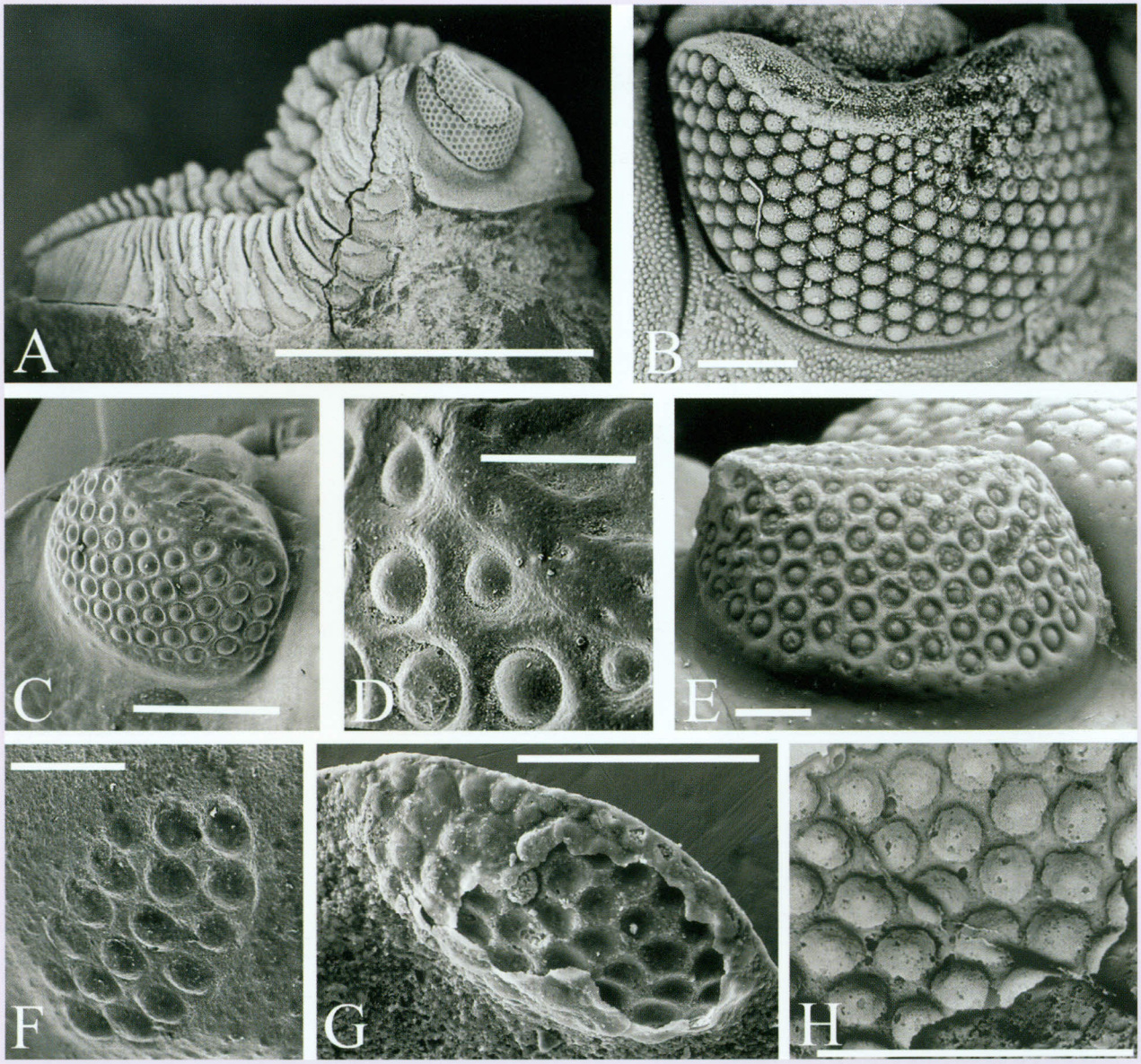
La mayoría de los ojos de los trilobites es de esta clase, que representa al tipo ancestral (figuras 5, 6 y 7). Generalmente tienen forma de riñón, con muchas pequeñas lentes calcíticas, estrechamente agrupadas y en contacto unas con otras; las lentes tienen normalmente formas redondeadas o hexagonales. Una fina capa calcítica, la córnea, cubre las lentes y se continúa con la capa externa de la cutícula. En

Figura 8. Ojos esquizocroales y abatocroales.

(A–F) Ojos esquizocroales. (A) *Calyptaulax brongniartii* del Ordovícico Superior de Girvan, Escocia. Un molde en limolita de la superficie interna en vista lateral de este completo trilobites facópido mostrando el gran ojo esquizocroal. El exoesqueleto original ha sido lixiviado por agua ácida freática (escala: 10 mm). (B) Ojo derecho de la misma especie; se ha aplicado una solución de látex para moldear la superficie externa del ojo, replicando perfectamente la superficie original antes de realizar la fotografía. (C, D) *Eldredgeops rana rana* del Devónico Medio de Ohio, EEUU. Microfotografías de microscopio electrónico de un ojo derecho (escalas de 1 y 0,25 mm, respectivamente). (E) *Eldredgeops rana crassituberculata* del Devónico Medio de Ohio, EEUU). Ejemplar grande, ojo derecho (escala: 1 mm). (F) *Denckmannites volborthi* del Silúrico de Lochkov, República Checa. Ojo izquierdo, mostrando un número reducido de lentes. Microfotografía de microscopio electrónico del exoesqueleto original (escala: 0,5 mm).

(G, H) Ojos abatocroales de *Neocobboldia chinlinica* del Cámbrico Inferior de Henan, China. Estos ojos están conservados como películas de fosfato. La calcita original, de la que estaban hechos, se ha disuelto en una solución de ácido acético cuando se liberaron los ejemplares de la matriz caliza. (G) En este caso el ojo está roto para revelar las superficies exterior e interior (escala: 0,1 mm). (H) Estructura interna de las lentes, cada una de ellas mostrando una depresión central (escala: 0,1 mm).

Fotografías de E. Clarkson.


A
B
C
D
E
F
G
H

Preparación y fotografía de trilobites

Si rompes, utilizando un martillo, una roca de la edad y el tipo adecuados, podrías ser tan afortunado de ver a un trilobites. A veces, las dos mitades de la roca se separan limpiamente a lo largo de la superficie de aquél, ya que actúa como un plano de debilidad; esto es común en el caso de las calizas. Pero, frecuentemente, sólo queda expuesta una parte del trilobites y es necesario eliminar el resto de la matriz. Esto puede hacerse a mano, usando una aguja fina, pero a menudo es más efectiva la utilización de un aparato electro–mecánico con una aguja percutora. Una vez que toda la matriz ha sido eliminada y el trilobites está limpio y seco, ya está listo para ser fotografiado.

Cuando existe un buen contraste entre el fósil y la roca en la que se encaja, una fotografía en color puede ser la mejor solución (figuras 1, 10 a 13), pero generalmente se ven mejor los detalles utilizando fotografía en blanco y negro. En este caso la técnica consiste en blanquear la superficie con un polvo fino antes de disparar la fotografía (figuras 5A, 5B, 5F, 8A, 8B y 8E). Principalmente existen dos modos de hacerlo. Uno consiste en quemar una cinta de magnesio por debajo del trilobites, de forma que la superficie quede cubierta por una capa muy fina de óxido de magnesio. La segunda técnica utiliza polvo de cloruro de amonio introducido en una pipeta, al final de la cual hay una perilla de goma. Un ligero calentamiento hará que el cloruro de amonio se transforme en vapor y que cuando se apriete la goma éste salga rápidamente a través de la boquilla de la pipeta. Al apuntar directamente al fósil, el vapor cubre la superficie con una fina película blanca tan pronto como se enfría. Las dos técnicas revelan detalles de la estructura que, de no ser así, se verían menos claramente. El principal problema consiste en obtener una capa uniforme pero algunas personas son verdaderas especialistas en ello.

Muy a menudo los trilobites se conservan en limolitas calcáreas. Si el agua subterránea que percola a través del sedimento es ligeramente ácida, podría disolver no sólo el componente calcáreo de la limolita sino también el caparazón del trilobites. Quedarían entonces los moldes de las superficies externa e interna (figura 8A). Por otra parte, aunque no queden restos de la estructura interna, trabajar con estos moldes resulta muy cómodo. Todo lo que se necesita es algo de látex de caucho líquido, al que se puede añadir tinta. Éste se vierte en el interior de los moldes y se cubre capa a capa. El resultado es una réplica flexible, y generalmente perfecta, de la superficie original, que se puede blanquear y fotografiar de la forma habitual.

Muchos tipos de rocas sedimentarias, especialmente las calizas, sufren cambios físico–químicos tras su deposición, denominados en su conjunto diagénesis. Ello se

debe a que las rocas sedimentarias consisten normalmente en partículas de diferentes tipos, incluyendo materia orgánica proveniente de organismos muertos y bacterias. Si hay una cantidad extra de fosfato o de sílice en las rocas, entonces se puede extender una fina película de uno u otro mineral sobre la superficie del fósil. Esta cubierta mineral no es rara, especialmente en los fósiles pequeños, como las larvas de los trilobites. Tanto la superficie externa como la interna pueden quedar cubiertas de esta manera y el mineral que las cubre resulta sorprendentemente estable. Cuando la caliza que contiene estos fósiles se disuelve en ácidos débiles, aparecen las delicadas capas y todas sus partes pueden ser estudiadas con detalle utilizando el microscopio electrónico de barrido (figuras 8G y 8H). Así, gran parte del conocimiento de los estadios larvarios de los trilobites se basa en este tipo de material.

El microscopio electrónico de barrido, que comenzó a utilizarse de forma generalizada a principios de los años sesenta, ha revolucionado el estudio de los trilobites y de otros fósiles (figuras 5C, 5D, 5E, 5G, 5H, 8C, 8D, 8F, 8G y 8H). Este microscopio puede revelar detalles diminutos de su estructura, especialmente de los estadios más iniciales del desarrollo, y ha demostrado ser una fenomenal "bendición" desde cualquier punto de vista.

la parte alta de la superficie de la lente existe una sutura, que es parte de una línea de debilidad, que se separa cuando el trilobites muda su exoesqueleto, facilitando el desprendimiento de la antigua cutícula. Por encima de ésta se encuentra el lóbulo palpebral, una especie de párpado superior curvado situado externamente. En la base del ojo hay una fina banda, o zócalo del ojo, que a menudo contiene pequeños orificios sensoriales. Cada lente está construida con calcita con las superficies externa e interna redondeadas. La calcita tiene la ventaja de ser transparente, por lo que es ideal para dejar pasar la luz hasta las unidades fotorreceptivas. Pero tiene una desventaja: la calcita es un mineral birrefringente, lo que significa que la luz que pasa a través de ella se separa en dos haces, lo cual podría producir imágenes dobles a diferentes profundidades.

Sin embargo, existe una dirección en la que la luz viaja a través suyo sin ser afectada de esta forma, que es el llamado eje cristalográfico, o eje c, que normalmente se sitúa a lo largo de cualquier cristal de calcita. Las lentes de los ojos holocroales, así como las de los esquizocroales, son singulares porque en todos los casos el eje c es el mismo que el eje de la lente, así que la luz que viaja paralela a este eje no se divide en dos rayos. Esta minimización de la birrefringencia pero manteniendo todas las ventajas de la transparencia es, seguramente, una magnífica hazaña de optimización evolutiva. Observando la lente en detalle, vemos que consiste en finas placas (lamelas) que irradian desde el centro y que, a su vez, están construidas por finas barras (la trabécula) que se disponen en abanico orientadas hacia la superficie exterior.

Debido a que la superficie de la lente es curvada, abarca un considerable rango de visión angular: en la mayoría de los casos es de unos 180° en la horizontal y desde un poco más abajo del ecuador hasta unos 35° por encima, aunque en algunos trilobites llega a ser casi panorámico (Clarkson, 1975).

No se conoce mucho acerca de los ojos holocroales de la mayoría de los trilobites del Cámbrico, debido a que en la mayoría de esas formas primitivas existía una sutura adicional entre la superficie lenticular y el zócalo del ojo, de forma que las lentes se caían durante las mudas. Pero esta sutura no

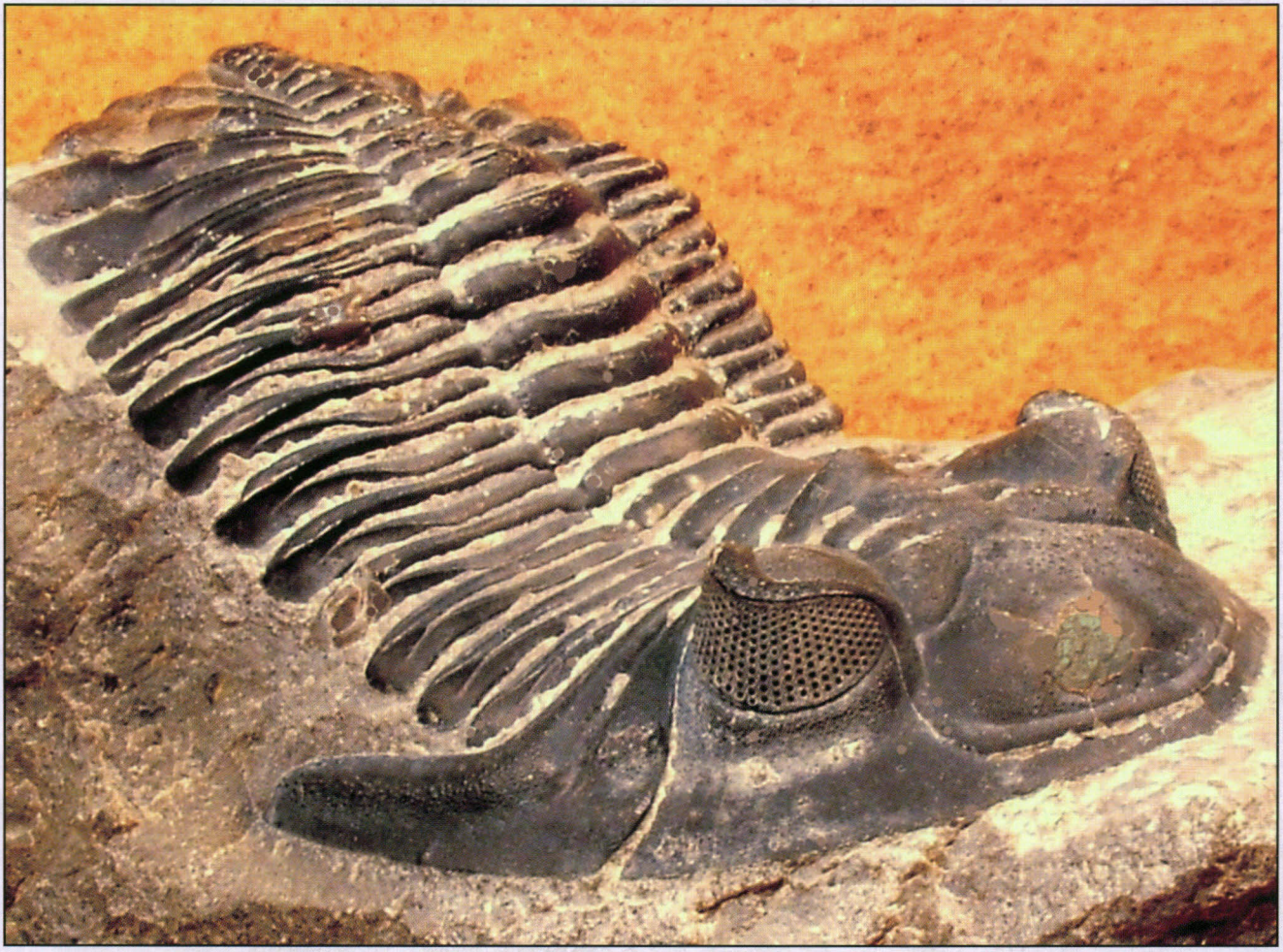


Figura 9. *Hollardops mesocristata* del Devónico Medio del sureste de Marruecos. Vista antero–lateral mostrando la posición del ojo esquizocroal y la sutura facial, que permite al antiguo exoesqueleto separarse en piezas durante las mudas. La longitud del ejemplar original es de unos 5,4 cm. Fotografía de R. Levi–Setti.

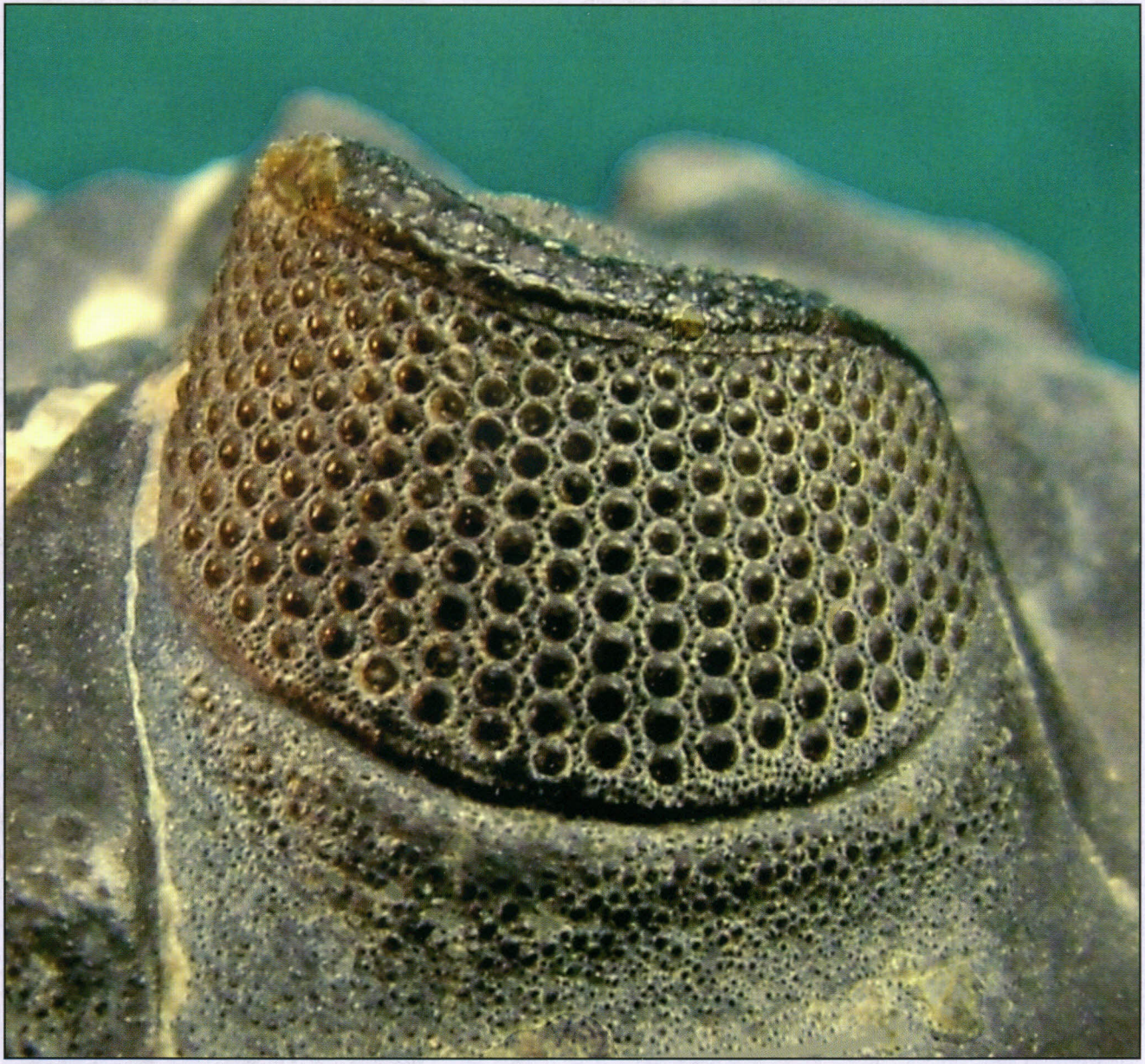


Figura 10. *Hollardops mesocristata* del Devónico Medio del sureste de Marruecos. El mismo ejemplar que en la figura 9. En la esclera situada entre las lentes existe una delicada ornamentación hexagonal de pequeños tubérculos. La longitud del ojo es de unos 7 mm. Fotografía de R. Levi–Setti.

era funcional hasta un desarrollo más avanzado del animal y en los estadios juveniles retenían el ojo. En el Cámbrico Superior, sin embargo, un grupo (Familia Olenidae) retenía la superficie de la lente durante toda su vida, siendo en algunos casos casi esférica, así que el ojo tiene el aspecto de una pequeña pelota de golf (Clarkson, 1973 y 1997; Clarkson *et al.*, 2003) (figuras 7G y 7H).

En el subsiguiente Ordovícico, al tiempo que los trilobites proliferaron enormemente, florecieron los trilobites de ojos holocroales. Mientras la mayoría de ellos vivió sobre o cerca del fondo marino, dos grupos se hicieron pelágicos de forma independiente, viviendo como nadadores en las aguas superficiales o medias del mar. *Carolinites* y sus parientes vivieron en aguas ecuatoriales y tenían un par de ojos enormes, con gran número de lentes que se extendían hasta la superficie ventral. Al igual que algunos crustáceos actuales, probablemente migraban hacia la superficie durante la noche y hacia aguas más profundas durante el día. Al mismo tiempo, *Pricyclopyge* (figura 7F) y otras formas relacionadas habitaron el reino pelágico en latitudes más meridionales, alrededor del margen del gran continente llamado Gondwana. Todas estas especies tenían los ojos muy grandes y, en algunos casos, fusionados anteriormente.

Se ha calculado, a partir del tamaño de las lentes y del ángulo que forman las que son adyacentes entre sí, que los ojos de *Carolinites* estaban adaptados a una luz relativamente brillante, mientras que los de *Pricyclopyge* funcionaban a niveles más bajos de iluminación, viviendo el segundo género en aguas marinas más profundas (Fortey, 1985; McCormick & Fortey, 1998). Estos trilobites se extinguieron al final del Ordovícico y ya no hubo nunca más otros trilobites de ojos grandes, ya que parece que el nicho pelágico nunca se colonizó de nuevo. Los trilobites, normalmente con sus ojos holocroales en forma de riñón y adaptados a intensidades de luz débiles o moderadas, persistieron hasta el final del Pérmico, cuando tantos invertebrados marinos se extinguieron.

Ojos esquizocroales

Estos ojos no tienen parangón en todo el reino animal (figuras 8 a 13) y resultan absolutamente fascinantes, aunque su modo de funcionamiento sea todavía controvertido. En una forma tan típica como *Eldredgeops* del Devónico Medio, los ojos son grandes y tienen aproximadamente 70 lentes (Clarkson, 1975, 1979y 1997; Miller & Clarkson, 1980). Estas lentes son mucho mayores que las de cualquier ojo holocroal, son casi biconvexas y, sobre todo, están separadas unas de otras por una cutícula (la esclera). Esta esclera es algo más gruesa que las lentes, de modo que cada lente se fija en la parte externa de una cavidad cilíndrica, el alvéolo. Cada lente tiene su propia córnea delgada, que continúa a través de la cutícula como un anillo cilíndrico y ocasionalmente se ha visto continuar bajo la lente como un cilindro ahusado con una pared fina (Clarkson, 1967).

La estructura interna de las lentes tiene un interés especial. En el año 1901 el paleontólogo sueco Gustav Lindström publicó un notable trabajo titulado "Investigaciones sobre los Órganos Visuales de los Trilobites" (Lindström, 1901). En él ilustró muchos ojos de trilobites y en particular mostró una sección delgada que atravesaba el ojo de un facópido que había preparado especialmente. En la base de las lentes que no habían sido alteradas químicamente después de la muerte